

## Essai de classification cladistique des Polyptéridés (Pisces, Brachiopterygii)

par Jacques DAGET et Martine DESOUTTER

**Résumé.** — Sur la base de quinze caractères morphologiques et anatomiques, les auteurs ont construit un cladogramme, c'est-à-dire un schéma possible de l'évolution des Polyptéridés actuels à partir d'une souche ancestrale commune. Le groupe *P. bichir-endlicheri* se serait individualisé très tôt alors que l'individualisation du genre *Calamoichthys* serait beaucoup plus récente.

**Abstract.** — On the basis of fifteen morphological and anatomical characters, the authors have built up a cladogram namely a tentative scheme of the living Polypterids evolution from a common ancestral form. The group *P. bichir-endlicheri* would have split very early whereas the splitting of the genus *Calamoichthys* would have occurred more recently.

J. DAGET et M. DESOUTTER, *Laboratoire d'Ichtyologie générale et appliquée, Muséum national d'Histoire naturelle, 43, rue Cuvier, 75005 Paris.*

---

Les auteurs contemporains s'accordent maintenant pour faire des Polyptéridés une sous-classe, celle des Brachioptérygiens, indépendante de celles des Crossoptérygiens et des Actinoptérygiens (POLL, 1965). Cependant, aucun essai de classification cladistique étendue à l'ensemble de la famille n'a jamais été tenté. Pour POLL et DESWATTINES (1967), *Polypterus ansorgii* « représente la forme la moins spécialisée » et *Calamoichthys calabaricus* « occupe une position à part avec un maximum de spécialisations », mais ces auteurs ajoutent que des lignées évolutives « n'existent pas dans le groupe moderne des Polyptères où l'on ne reconnaît qu'un seul ensemble d'espèces à affinités suffisamment proches pour justifier peut-être un sous-genre distinct : le groupe *bichir-endlicheri* ».

Les conceptions hennigiennes sur la Systématique phylogénétique s'étant révélées positives et des méthodes précises ayant été éprouvées, il nous a paru intéressant de les appliquer à l'ensemble des Polyptéridés afin de voir comment on peut mettre en évidence des lignées évolutives aboutissant aux formes actuelles. Notre étude a porté sur les quatorze espèces et sous-espèces suivantes considérées comme unités taxinomiques opérationnelles et désignées par des sigles à deux lettres.

- CC — *Calamoichthys calabaricus* (Smith, 1865)
- PA — *Polypterus ansorgii* Boulenger, 1910
- PB — *Polypterus bichir bichir* Geoffroy Saint-Hilaire, 1802
- PC — *Polypterus endlicheri congicus* Boulenger, 1898
- PD — *Polypterus delhezi* Boulenger, 1899
- PE — *Polypterus endlicheri endlicheri* Heckel, 1849
- PK — *Polypterus bichir katangae* Poll, 1942

- PL — *Polypterus bichir lapradii* Steindachner, 1869  
PM — *Polypterus senegalus meridionalis* Poll, 1942  
PO — *Polypterus ornatipinnis* Boulenger, 1902  
PP — *Polypterus palmas* Ayres, 1850  
PR — *Polypterus retropinnis* Vaillant, 1899  
PS — *Polypterus senegalus senegalus* Cuvier, 1829  
PW — *Polypterus weeksii* Boulenger, 1898.

On notera que nous n'avons pas distingué les deux sous-espèces géographiques de *P. retropinnis*. Elles ne diffèrent guère que par la présence d'une tache noire sur le pédoncule de la nageoire pectorale chez la forme congolaise, *P. r. retropinnis* Vaillant, 1899, et l'absence d'une telle tache chez la forme d'Afrique occidentale, *P. r. lowei* Boulenger, 1911. Nous n'avons pas non plus distingué les deux sous-espèces géographiques de *P. palmas*, celle d'Afrique occidentale, *P. p. palmas* Ayres, 1851, qui a VII-IX pinnules et 55-58 écailles en ligne longitudinale, d'une part, celle du bassin du Zaïre, *P. p. congicus* Poll, 1954, qui a V-VII pinnules et 52-54 écailles, d'autre part. En revanche, les sous-espèces de *P. bichir*, *P. endlicheri* et *P. senegalus*, qui présentent des différences apparemment plus importantes, ont été traitées comme unités taxinomiques opérationnelles distinctes et leur statut subséquentiel sera discuté plus loin.

#### A. — CARACTÈRES À SIGNIFICATION ÉVOLUTIVE

C'est surtout *P. senegalus senegalus* qui a fait l'objet d'études anatomiques détaillées. C'est, en effet, la seule espèce dont la reproduction ait pu être obtenue en aquarium (ARNOULT, 1962) et sur laquelle des observations embryologiques précises aient été effectuées. De plus, une étude comparative des appareils respiratoire et circulatoire a été publiée par POLL et DESWATTINES (1967) et la morphologie externe ainsi que les caractéristiques ostéologiques des espèces et sous-espèces sont bien connues, à la suite des descriptions et redescriptions publiées par divers auteurs, depuis le mémoire historique de GEOFFROY SAINT-HILAIRE (1802) intitulé : « Histoire naturelle et description anatomique d'un nouveau genre de Poisson du Nil nommé Polyptère ».

Parmi les différents caractères qui se présentent sous plusieurs états ou stades d'évolution et qui, par conséquent, sont susceptibles d'être utilisés pour établir une classification cladistique, nous en avons retenu quinze relevant de la morphologie externe ou de l'anatomie interne. Dans le cas des Polyptéridés, la difficulté de reconnaître les états apomorphes et plésiomorphes est accrue par l'impossibilité de se référer à un groupe frère. Jusqu'à présent, en effet, les documents fossiles n'ont rien révélé de positif sur les formes apparentées à la lignée des Polyptéridés. Tout ce que l'on peut affirmer, c'est que son homogénéité et son isolement systématique plaident en faveur de son monophylétisme. Parmi les quinze caractères retenus, il nous a semblé que si le sens d'évolution des dix premiers était facile à reconnaître, un doute subsistait sur celui des cinq derniers. Il en sera tenu compte pour la construction des cladogrammes.

1. — *Allongement relatif de la mâchoire inférieure* : Selon les espèces, les mâchoires sont égales ou inégales, l'inférieure ou la supérieure étant alors plus ou moins proéminente.

L'état plésiomorphe, codé 0, correspond aux mâchoires égales ou à la mâchoire supérieure légèrement proéminente (PA, PD, PM, PO, PR, PS, PW). Les états apomorphes correspondent à une mâchoire inférieure fortement proéminente (PB, PC, PE, PK, PL), codé — 1, ou à une mâchoire supérieure fortement proéminente (CC, PP), codé 1.

2. — *Position de la glotte* : Celle-ci est une fente longitudinale qui fait communiquer l'œsophage et le sac pulmonaire droit. Elle apparaît toujours ventralement et reste médio-ventrale chez les *Polypterus* même à l'état adulte. En revanche, chez *Calamoichthys*, la glotte est située à droite chez l'adulte. Comme on constate au cours de l'ontogenèse un glissement vers la droite du sac pulmonaire droit dont l'ébauche était primitivement médiane, l'état *Polypterus* sera considéré comme plésiomorphe, codé 0, et l'état *Calamoichthys* comme apomorphe, codé 1.

3. — *Relations entre les artères efférentes 2 et 3 et l'aorte* : Cinq dispositions différentes, formant une série de cinq stades évolutifs, ont été décrites.

a) Chez PD, l'efférente droite 2 et les efférentes gauches 2 et 3 se jettent dans l'aorte dorsale. L'efférente droite 3 se jette dans l'artère cœliaque juste après que celle-ci s'est détachée de l'aorte. Cette disposition est la plus proche de la disposition primitive où les quatre efférentes rejoignent directement et indépendamment l'aorte dorsale.

b) Chez PA, PB, PC, PK, PL et PO, les efférentes gauches 2 et 3 se jettent dans l'aorte, les efférentes droites 2 et 3 dans l'artère cœliaque.

c) Chez CC, l'efférente gauche 2 aboutit au point d'où l'artère cœliaque se détache de l'aorte. Celle-ci reçoit l'efférente gauche 3 et une partie du sang de l'efférente gauche 2. L'artère cœliaque reçoit l'autre partie du sang de l'efférente gauche 2 et les efférentes droites 2 et 3.

d) Chez PE, l'artère cœliaque reçoit les efférentes droites 2 et 3 et l'efférente gauche 3, l'efférente gauche 2 se jetant directement dans l'aorte.

e) Chez PM, PR, PP, PS et PW, les quatre efférentes gauches et droites 2 et 3 convergent au même point de l'aorte dorsale d'où part également l'artère cœliaque.

L'état « a » étant le plus plésiomorphe et l'état « e » le plus apomorphe, les états successifs « a, b, c, d, e » seront codés 0, 1, 2, 3 et 4.

4. — *Aplatissement du corps* : La plupart des Polyptéridés ont le corps cylindrique ou subcylindrique et faiblement comprimé latéralement. Seuls, PC, PE et PW ont le corps nettement déprimé dorso-ventralement et la tête aplatie. Le premier état sera considéré comme plésiomorphe, codé 0, et le second comme apomorphe, codé 1.

5. — *Réduction du sous-opercule* : Cet os est bien développé chez PB, PC, PE, PL, PK. Il est plus petit chez PA, PD, PM, PO, PP, PS et PW. Chez PR, il est invisible chez le jeune et ne devient extérieurement apparent qu'au-dessus d'une taille de 180 mm. Enfin, chez CC, il manque totalement. Ces quatre stades seront codés 0, 1, 2 et 3.

6. — *Allongement relatif du corps* : Le nombre de vertèbres varie avec les UTO : 55 à 57 (moyenne 56) chez PS, 60 à 62 (moyenne 61) chez PL, 53 à 54 (moyenne 53,7) chez

PE et 109 chez CC (d'après DAGET, 1950) ; 60 chez PS, 64 chez PL, 67 chez PB, 57 chez PP et 110 à 113 chez CC (d'après BOULENGER, 1901). On notera que pour un même UTO les nombres donnés par BOULENGER sont supérieurs à ceux donnés par DAGET. Ceci peut provenir d'une façon différente de compter la première et les dernières vertèbres ou traduire une variabilité intraspécifique relativement élevée. Pour la plupart des UTO aucun nombre de vertèbres n'a été publié. Cependant, comme il existe une correspondance exacte entre les rangées d'écaillés et les vertèbres, on peut prendre les nombres d'écaillés observés en ligne longitudinale pour représenter l'allongement relatif du corps. On obtient ainsi la séquence suivante :

|          |          |            |
|----------|----------|------------|
| PE 50-58 | PL 58-68 | CC 106-114 |
| PP 52-58 | PW 60-65 |            |
| PS 54-58 | PO 61-65 |            |
| PM 55-58 | PB 63-70 |            |
| PC 53-61 |          |            |
| PD 56-58 |          |            |
| PR 55-60 |          |            |
| PA 55-62 |          |            |
| PK 58-60 |          |            |

On distinguera donc trois groupes, codés 0, 1 et 2, le premier ayant 50 à 62 écaillés (moyenne inférieure ou égale à 59), le second 58 à 70 (moyenne égale ou supérieure à 62,5) et le troisième plus de 100.

7. — *Position du début de la dorsale* : Cette position est indiquée par le nombre d'écaillés prédorsales qui est de 11-13 chez PA, 11-16 chez PB, PC, PE, PK et PL, 14-20 chez PD, PM et PS, 22-26 chez PP, PO et PW, 35-37 chez PR et plus de 50 chez CC. On distinguera donc cinq stades dans le recul du début de la dorsale suivant que le nombre d'écaillés prédorsales est de 11-16, 14-20, 22-26, 35-37 ou supérieur à 50. Les états correspondants seront codés 0, 1, 2, 3, 4.

8. — *Développement des nageoires ventrales* : Celles-ci sont bien développées chez tous les *Polypterus*, mais ont secondairement disparu chez *Calamoichthys* en relation avec l'allongement du corps. Ces deux états seront codés 0 et 1.

9. — *Degré d'évolution de la dorsale* : Chez les Poissons osseux, le nombre de ptérygiophores soutenant les rayons de la nageoire dorsale est égal ou supérieur à celui des métamères de la région correspondante du corps. Chez les Polyptéridés, au contraire, dans la partie antérieure de la nageoire dorsale, il n'existe qu'un ptérygiophore pour 2-3 métamères ou davantage. Ce phénomène, inverse de celui décrit par FRANÇOIS (1962) sous le nom de « concentration », est à l'origine de la formation des pinnules, car dans la partie postérieure de la nageoire dorsale, continue avec la caudale, la métamérie est respectée. Dans l'ensemble des Polyptéridés, le nombre des pinnules varie de 5 à 18. L'évolution ayant porté sur l'espacement des ptérygiophores et la réduction de leur nombre par rapport à celui des métamères, on considérera les nombres les plus élevés de pinnules comme plésiomorphes et les nombres réduits comme apomorphes. On codera donc 0, 1, 2, 3 les quatre états suivants :

13-18 pinnules : PA, PB, PL

11-15 pinnules : PC, PE, PK

7-12 pinnules : CC, PD, PM, PO, PS, PW

5-9 pinnules : PP, PR

10. — *Taille maximale* : Bien que les tailles maximales observées varient pour un même UTO suivant les populations, on peut distinguer des UTO de grande taille (PB, PC, PE, PK, PL) atteignant 700-800 mm de longueur totale et des UTO de taille plus réduite (CC, PA, PD, PM, PO, PP, PR, PS, PW) dépassant rarement 400 mm. Les premiers ont une vitesse de croissance plus forte, surtout pendant la première année, et par conséquent des branchies externes persistant à des tailles nettement supérieures, ainsi qu'un régime alimentaire plus souvent ichthyophage. Les grandes tailles étant généralement atteintes par les lignées les plus spécialisées, le premier groupe sera considéré comme apomorphe, codé 1, le second comme plésiomorphe, codé 0.

11. — *Développement des sacs pulmonaires* : La vessie aérienne, transformée en poumon rudimentaire, se présente sous l'aspect de deux sacs de longueur inégale. On peut à ce point de vue distinguer deux groupes. Chez le premier (PA, PB, PC, PE, PK, PL), le sac gauche mesure 35 à 61 % du sac droit. Chez le second (CC, PD, PM, PO, PP, PR, PS, PW), il mesure 28 à 46 % du sac droit. Ces formations pulmonaires sont embryologiquement d'origine impaire. Le sac gauche apparaît au cours de l'ontogenèse comme un diverticule du sac droit et se développe plus ou moins suivant les espèces. Le premier groupe peut être considéré comme plésiomorphe, codé 0, et le second comme apomorphe, codé 1, si l'on admet que l'évolution s'est traduite par un retard dans le développement de certaines structures de sorte que l'état adulte des UTO du groupe apomorphe n'est qu'un des stades transitoires de l'ontogenèse chez les UTO du groupe plésiomorphe. Si l'on considère, au contraire, que l'état le plus développé est apomorphe, le codage devra être inversé.

12. — *Forme des écailles de la ligne latérale* : Celles-ci ont le bord postérieur échaneré dans un premier groupe (PB, PC, PE, PK, PL) et sont perforées dans un second groupe (CC, PA, PD, PM, PO, PP, PR, PS, PW). En raisonnant comme pour le caractère précédent, on peut considérer le premier groupe comme apomorphe, codé 1, et le second comme plésiomorphe, codé 0, l'inverse étant également plausible.

13. — *Ornementation des écailles* : Les écailles de Polyptéridés présentent toujours aux premiers stades de l'ontogenèse des aspérités ou des rugosités, mais celles-ci ne persistent que chez les adultes de PW et surtout de PR. Ces deux UTO peuvent être considérés comme plésiomorphes pour ce caractère. Cette interprétation paraît plus plausible que l'inverse car toutes les écailles fossiles trouvées jusqu'à ce jour possèdent une ornementation très accusée.

14. — *Type de livrée* : On en distingue trois types chez les individus adultes, caractérisés de la façon suivante : présence de fasciatures dorsales nettes (PA, PC, PD, PE, PW), de fasciatures dorsales irrégulières ou de marbrures (PO, PP, PR) ou teinte dorsale pratiquement uniforme (CC, PB, PK, PL, PM, PS). Si l'on considère les livrées avec fasciatures nettes comme des colorations disruptives secondairement acquises par adaptation à la vie dans les herbes aquatiques, les trois types devront être codés dans l'ordre 2, 1 et 0.

Si l'on admet au contraire que les fasciatures sont primitives et se sont estompées puis perdues au cours de l'évolution, le codage devra être inversé.

15. — *Nombre de valvules du cône artériel* : Chez les Polyptridés, les valvules sont disposées en six rangées, trois principales et trois intermédiaires. Leur nombre dans les rangées principales varie entre 9-10 et 4-5. Ce dispositif anatomique est certainement primitif. Des valvules identiques existent chez les *Lepisosteus* (cinq rangées de 8 valvules chez *L. semiradiatus* et six rangées de 9 valvules chez *L. bison*). Les Esturgeons et les Séla-ciens en possèdent également, mais en nombre moindre et chez les Téléostéens elles sont réduites à une seule rangée. Cependant, s'il est logique d'admettre une tendance générale à la réduction du nombre des rangées au cours de l'évolution des Poissons, rien ne permet de dire si, chez les Polyptridés, il y a eu augmentation ou diminution du nombre des valvules dans les rangées principales. Les nombres signalés sont les suivants : 9-10 (PE), 8-9 (PB), 8 (PA, PC, PK, PM, PW), 7-8 (PL, PP), 7 (PO, PP), 6 (PD, PS), 4-5 (CC). Deux interprétations sont possibles suivant que CC possède l'état considéré comme le plus apomorphe ou le plus plésiomorphe. Dans le premier cas, qui paraît le plus probable, on prendra 8 comme nombre de base, les nombres 9 et 10 rencontrés seulement chez 2 UTO étant aussi apomorphes selon toute vraisemblance. La série des nombres décroissants sera alors codée —2, —1, 0, 1, 2, 3, 4. Dans le second cas, la série devra être codée 6, 5, 4, 3, 2, 1, 0.

## B. — MATRICES DE DONNÉES, CLADOGRAMMES

Le sens d'évolution des caractères 11 à 15 étant sujet à discussion, il paraît préférable dans un premier temps d'en faire abstraction et de n'utiliser que les dix premiers pour construire un cladogramme. On notera que PE est distingué de PC, et PK de PB et PL, mais que PB et PL d'une part, PS et PM d'autre part ne sont pas distingués. La matrice de données codées n'aura donc que 12 lignes toutes différentes (matrice I).

MATRICE I. — 10 caractères (colonnes) et 12 UTO (lignes). Dans la dernière colonne figure le nombre total des pas évolutifs pour chaque UTO.

|         |    | 1 | 2 | 3 | 4 | 5 | 6 | 7 | 8 | 9 | 10 |    |
|---------|----|---|---|---|---|---|---|---|---|---|----|----|
|         | CC | 1 | 1 | 2 | 0 | 3 | 2 | 4 | 1 | 2 | 0  | 16 |
|         | PA | 0 | 0 | 1 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0  | 2  |
| PB + PL | —  | 1 | 0 | 1 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 1  | 4  |
|         | PC | — | 1 | 0 | 1 | 1 | 0 | 0 | 0 | 1 | 1  | 5  |
|         | PD | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 1 | 0 | 2 | 0  | 4  |
|         | PE | — | 1 | 0 | 3 | 1 | 0 | 0 | 0 | 1 | 1  | 7  |
|         | PK | — | 1 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 1  | 4  |
|         | PO | 0 | 0 | 1 | 0 | 1 | 1 | 3 | 0 | 2 | 0  | 8  |
|         | PP | 1 | 0 | 4 | 0 | 1 | 0 | 2 | 0 | 3 | 0  | 11 |
|         | PR | 0 | 0 | 4 | 0 | 2 | 0 | 2 | 0 | 3 | 0  | 11 |
| PS + PM | 0  | 0 | 4 | 0 | 1 | 0 | 1 | 0 | 2 | 2 | 0  | 8  |
|         | PW | 0 | 0 | 4 | 1 | 1 | 1 | 2 | 0 | 2 | 0  | 11 |
|         |    |   |   |   |   |   |   |   |   |   |    | 91 |

On remarque l'identité des colonnes 2 et 8. L'identité de deux (ou plusieurs) colonnes peut se produire dans deux cas et avoir deux significations différentes. Il peut s'agir d'une redondance, le même caractère ayant involontairement été codé deux (ou plusieurs) fois. Ce cas se serait rencontré si l'on avait utilisé à la fois les nombres de vertèbres et les nombres d'écaillés en ligne longitudinale. On aurait alors codé deux fois le caractère 6, « allongement relatif du corps ». Conserver deux colonnes redondantes a pour conséquence d'accorder au caractère concerné une valeur double de celle accordée aux autres caractères, ce qui est contraire aux principes de la Taxinomie numérique. L'identité de deux (ou plusieurs) colonnes peut également provenir de ce que certains UTO ou groupes d'UTO diffèrent à la fois par deux (ou plusieurs) caractères distincts, auquel cas il convient de les conserver. Or, ici, il n'y a aucune raison de penser que la position de la glotte (2) et la régression des ventrales (8) ne soient pas deux caractères distincts.

Les pas évolutifs qui ont jalonné l'évolution des caractères de l'état le plus plésiomorphe à des états plus apomorphes ne sont probablement pas équivalents et d'ailleurs leur nombre ainsi que leur codage sont en grande partie arbitraires. Cependant, faute de connaître les modifications chromosomiques ou géniques correspondantes, on admettra en première approximation que ces pas sont comparables. On dira alors que l'UTO le plus plésiomorphe est PA (*Polypterus ansorgii*) et le plus apomorphe CC (*Calamoichthys calabaricus*) car les nombres de pas évolutifs séparant ces UTO de la souche ancestrale commune, supposée avoir possédé les 10 caractères à l'état 0, sont respectivement 2 et 16.

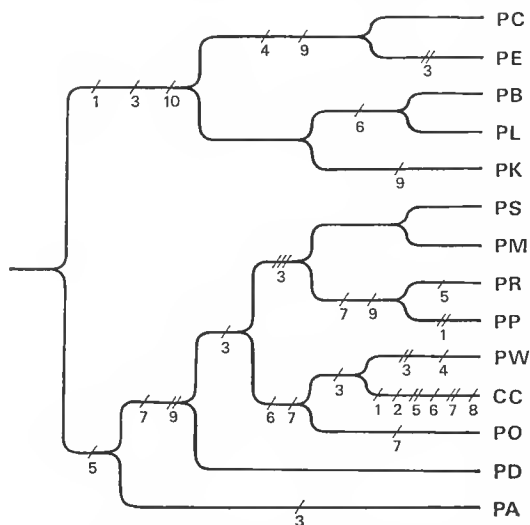


FIG. 1. — Cladogramme I correspondant à la matrice I.

Pour construire à partir de la matrice de données un cladogramme basé sur le principe de l'irréversibilité de l'évolution des caractères et sur le principe de parcimonie, nous avons utilisé la méthode décrite par CAMIN et SOKAL (1965) et par DAGET (1966). On obtient ainsi le cladogramme I (fig. 1) qui correspond à une réduction du nombre de pas évolutifs

de 91 à 38 (41,8 %). Ce cladogramme ne prétend pas retracer la phylogénie réelle des Polyptéridés actuels qui nous est et nous restera peut-être toujours inconnue en raison de la disparition des formes intermédiaires entre les espèces vivantes et la souche ancestrale. Il représente seulement l'hypothèse la plus simple que l'on puisse proposer pour rendre compte de la formation des quatorze espèces et sous-espèces actuellement vivantes et considérées comme autant d'UTO, à partir d'une souche ancestrale commune par évolution progressive et irréversible de l'ensemble des 10 caractères retenus.

Deux groupes évolutifs s'opposent (groupes frères). L'un (PB, PC, PE, PK, PL) est caractérisé par une grande taille (10), une mâchoire inférieure proéminente (1) et un sous-opercule bien développé (5), l'autre (CC, PA, PD, PM, PO, PP, PR, PS, PW), par une taille faible, des mâchoires égales ou une mâchoire supérieure proéminente, un sous-opercule frappé de régression. *Calamoichthys calabaricus* serait étroitement apparenté à *Polypterus weeksii*. Son aspect particulier si caractéristique correspond à un ensemble d'autapomorphies portant notamment sur l'allongement du corps (6), la disparition des ventrales (8) et du sous-opercule (5), la position de la glotte (2), etc. La parenté constatée impliquerait, pour que le nom *Polypterus* coïncide avec une réalité monophylétique au sens cladiste du terme, la disparition de *Calamoichthys* en tant que genre.

Toutefois, avant d'envisager les conséquences de ce fait, il est bon de voir dans quelle mesure le cladogramme est modifié par l'adjonction de caractères supplémentaires, par exemple les caractères 11 à 15, et par leur codage.

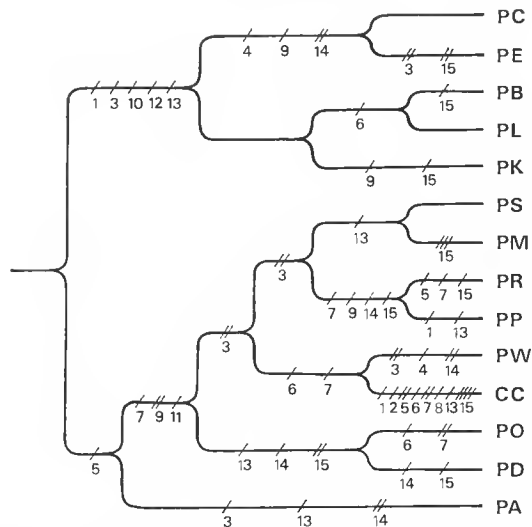


FIG. 2. — Cladogramme II correspondant à la matrice II.

Dans un second temps, nous avons donc ajouté à la matrice I les caractères 11 à 15, codés selon le sens d'évolution qui a été indiqué plus haut en premier. On obtient ainsi la matrice II qui a 14 lignes différentes car avec les 15 caractères, les UTO PB et PL d'une part, PS et PM d'autre part sont distingués. Les UTO CC et PA sont toujours respective-



Comme il a été dit plus haut, les états des caractères 11 à 14 peuvent être codés de façon inverse et le caractère 15 codé différemment. On obtient alors la matrice III où le nombre total de pas évolutifs est de 178. L'UTO le plus plésiomorphe n'est plus PA, mais PD, CC restant le plus apomorphe. Le cladogramme III correspondant ne diffère du cladogramme II que par les relations respectives des UTO PD et PO entre eux et avec les autres UTO. Le nombre de pas évolutifs est réduit de 178 à 74 (41,5 %).

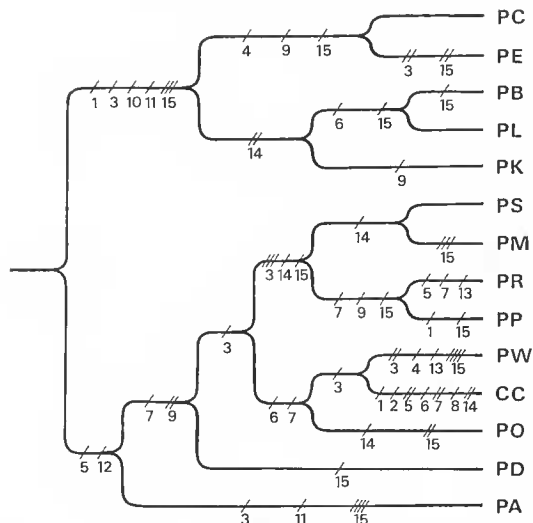


FIG. 3. — Cladogramme III correspondant à la matrice III.

### C. — DISCUSSION ET CONCLUSIONS

L'exposé précédent suggère un certain nombre de remarques, les unes d'ordre général méthodologique ou systématique, les autres concernant plus particulièrement l'évolution des Polyptridés. Au plan méthodologique, la technique employée pour construire des cladogrammes n'est pas nouvelle. Elle était déjà connue en 1965-1966 avant que l'engouement pour la systématique hennigienne ne se développe. Elle est conforme aux principes de la Taxinomie numérique en ce sens qu'elle utilise le maximum de caractères distincts sans en privilégier aucun, mais elle reste peu utilisée. Les résultats auxquels elle conduit ne semblent pas inspirer réellement confiance aux spécialistes, sans que les raisons profondes de cette défiance soient clairement exprimées. Ainsi, VARI (1979) cite les travaux de l'un de nous sur les Citharinidae, mais omet celui contenant un cladogramme obtenu par cette méthode (DAGET, 1966, fig. 2). Cet auteur maintient les deux genres *Citharinus* et *Citharidium* sur la base d'un seul caractère distinctif, la structure des écailles, attribuant implicitement à ce caractère une valeur supérieure à celle de tous les autres. Or, puisqu'il rejette la validité des deux genres *Dundocharax* et *Congocharax* pour rendre le genre *Neolebias* monophylétique au sens cladiste du terme, il aurait dû également supprimer *Citha-*

*ridium* pour rendre le genre *Citharinus* également monophylétique s'il avait accepté le cladogramme qui prend en compte non seulement la structure des écailles, mais onze autres caractères évolutifs considérés comme ayant tous la même valeur. Il semble donc que le point litigieux réside dans le bien-fondé, admis sans restrictions par certains et rejeté plus ou moins nettement par d'autres, de l'égalité de valeur des caractères. C'est, en effet, sur ce point que portent les critiques le plus souvent formulées à l'encontre de la Taxinomie numérique. Il y a là, à n'en pas douter, un problème de fond important dont la discussion nous entraînerait trop loin, mais sur lequel il était indispensable d'attirer l'attention.

Les avantages de la méthode que nous avons employée sont l'objectivité et la robustesse. A partir du moment où le sens d'évolution d'un certain nombre de caractères est admis, leur codage et la matrice de données en découlent presque automatiquement. Enfin, l'application correcte du principe de parcimonie conduit à un seul cladogramme ou, à la rigueur, à quelques cladogrammes équivalents au cas, probablement peu fréquent, où plusieurs solutions correspondraient à un même nombre minimal de pas évolutifs. L'intérêt de l'égalité de valeur des caractères est de n'accorder aucune importance particulière à tel ou tel caractère choisi à priori et pour des raisons purement subjectives. Par exemple, sur les 10 caractères retenus dans un premier temps comme étant significatifs pour l'évolution des Polyptéridés, nous nous sommes gardés de dire à priori quel était celui (ou ceux) qui, du point de vue de la spéciation, avait (ou avaient) plus d'importance que tous les autres et qui, de ce fait, aurai(ent) pu être seul(s) pris en compte pour la construction d'un cladogramme. A notre avis, les grandes tendances évolutives concernent des ensembles de caractères adaptatifs (synapomorphies) qui n'apparaissent qu'à posteriori et dont la dissociation, si justifiée soit-elle pour la description analytique, reste toujours artificielle.

Quant à la robustesse de la méthode, elle apparaît clairement à la comparaison des cladogrammes I, II et III. L'information apportée par les 10 premiers caractères suffit pour déterminer les grandes lignes du cladogramme. L'information supplémentaire apportée par 5 autres caractères modifie très peu le premier schéma, quel que soit le codage adopté. En conclusion, du fait que l'on utilise un certain nombre de caractères sans en privilégier aucun (en pratique au moins une dizaine, mais davantage de préférence), une erreur de codage toujours possible n'a aucune incidence sur l'allure du cladogramme ni sur les conclusions que l'on peut en tirer. Il y a là une supériorité de la méthode sur les classifications hiérarchiques banales qui, à partir de la même matrice de données, conduisent à des dendrogrammes assez différents les uns des autres suivant la distance taxinomique choisie et l'algorithme de partition ou de regroupement adopté.

Au point de vue systématique, les cladogrammes I à III confortent l'opinion exprimée par POLL et DESWATTINES (1967) concernant l'individualisation du groupe *bichir-endlicheri* par rapport aux autres Polyptéridés. Plus inattendus parce que non conformes à la systématique traditionnelle sont l'incorporation de *Calamoichthys calabaricus* dans l'ensemble des *Polypterus* et son rapprochement de *P. weeksii*. Or, cette position taxinomique imprévue provient essentiellement de l'égalité de valeur des caractères. Il est en effet évident que si l'on avait accordé à l'absence de ventrales et de sous-opercule par exemple une valeur supérieure à celle de tous les autres caractères, le cladogramme aurait isolé à la base les deux genres *Polypterus* et *Calamoichthys*. Par conséquent, ceux-ci auraient été monophylétiques au sens cladiste du terme. En revanche si, acceptant la validité des cladogrammes I et II ou I et III, on désire réunir sous une même appellation générique tous

les descendants d'un ancêtre commun et seulement ces descendants, il n'existe que deux solutions : supprimer le genre *Calamoichthys* et faire ainsi disparaître le paraphylétisme du genre *Polypterus* ou restreindre *Polypterus* au groupe *bichir-endlicheri* et rattacher les autres UTO à *Calamoichthys*. Toutefois, l'une ou l'autre de ces deux solutions heurterait non seulement la taxinomie partout admise, mais aussi le bon sens car, pour n'importe quel observateur, *Calamoichthys calabaricus* se distingue facilement et très nettement de tous les autres Polyptéridés en raison de la synapomorphie qui caractérise cette espèce. Or, autant nous estimons nécessaire de poursuivre les recherches en vue d'obtenir des cladogrammes de plus en plus précis afin de mieux comprendre comment ont évolué les groupes et se sont individualisées les espèces, autant nous sommes réservés sur l'utilité de modifier la nomenclature dans le seul but d'éliminer les taxons paraphylétiques. La nomenclature doit être universellement admise, ce qui suppose une stabilité réelle. Elle doit aussi être pratique pour les utilisateurs, ce qui implique de renoncer à tous les noms de genres et de sous-genres qui ne sont pas strictement nécessaires. Dans le cas des Polyptéridés, nous proposons donc de conserver les genres *Polypterus* et *Calamoichthys* auct., même au prix d'une entorse au monophylétisme, parce qu'ils sont à la fois commodes, utiles et connus de tous les ichthyologistes.

Sans doute, la meilleure façon de juger la valeur et l'intérêt des cladogrammes établis plus haut consiste à examiner les confirmations de faits déjà connus, les précisions et les éléments nouveaux qui s'en déduisent concernant l'évolution des Polyptéridés. L'ancêtre commun des formes actuelles, tel qu'on peut l'imaginer, avec tous les caractères à l'état le plus plésiomorphe, ne différerait guère de *Polypterus ansorgii* ou *P. delhezi* que par le développement normal du sous-opercule. C'était donc un *Polypterus* de taille modeste, habitant les cours d'eau de zones humides forestières et, comme tous les prédateurs de taille réduite habitant ces milieux peu productifs, exploitant surtout des ressources alimentaires exogènes provenant du milieu terrestre, principalement insectes tombés à l'eau. Deux tendances évolutives différentes sont alors apparues : la première était une spécialisation à un régime de plus en plus ichthyophage, la seconde une diversification des adaptations sans modification importante du mode de vie.

L'accès à une ressource alimentaire nouvelle des poissons de taille croissante, et de ce fait de plus en plus mobiles et aptes à échapper aux prédateurs, devait aller de pair avec une adaptation de la bouche, plus grande avec une mâchoire inférieure proéminente (particularité que l'on retrouve chez d'autres prédateurs ichthyophages africains tels que *Lates niloticus* ou *Hemichromis fasciatus*), une croissance plus rapide, une taille adulte supérieure obligeant à rechercher des milieux de plus en plus riches en espèces proies. Les Polyptères engagés dans cette évolution, ceux du groupe *bichir-endlicheri*, ont donc été obligés de coloniser des vastes étendues d'eau, soit les grands fleuves soudano-sahéliens et le lac Tchad (PB, PE, PK, PL) soit le fleuve Zaïre (PC, PK) et le lac Tanganyika (PC). L'isolement géographique et surtout les modifications des milieux colonisés consécutifs aux variations climatiques du Quaternaire ont permis la différenciation de sous-espèces. Dans la lignée *bichir*, on trouve PL dans le Sénégal, la Gambie, la Volta, le Niger et les fleuves du Sud Bénin, PB dans le Nil et le bassin tchadien, PK dans le haut bassin du Zaïre. Dans la lignée *endlicheri* qui se distingue de la précédente par l'aplatissement du corps et de la tête, l'élargissement de la bouche, une livrée disruptive probablement en relation avec un mode de capture des proies à l'affût dans les herbes aquatiques, tous caractères apomorphes,

on trouve PE dans le Nil, le bassin tchadien, la Volta et les fleuves du Sud Bénin, PC dans le fleuve Zaïre et le lac Tanganyika. Ces sous-espèces diffèrent entre elles par 1 à 3 caractères (sur un total de 15) et 1 à 4 pas évolutifs. Ces différences sont inférieures à celles qui séparent deux UTO reconnus comme espèces distinctes. Il n'y a donc aucune raison d'élever une ou plusieurs des sous-espèces du groupe *bichir-endlicheri* au rang d'espèces. Ce faisant, on masquerait au contraire la proximité réelle des UTO PB, PK, PL d'une part, PC et PE d'autre part. On notera enfin que, des deux groupes frères, le plus apomorphe est aussi celui qui a la répartition totale la moins étendue.

Dans le second groupe évolutif, le régime alimentaire est resté à base d'Invertébrés et de petits poissons, la taille réduite et la bouche relativement petite. Les diverses lignées se sont progressivement spécialisées tout en restant cantonnées dans les milieux forestiers plus stables que ceux de la zone soudano-sahélienne. Ceux-ci ont cependant été colonisés par *Polypterus senegalus*, mais cette espèce habite plutôt les plaines d'inondation et ne se trouve pas en compétition directe avec les espèces du groupe *bichir-endlicheri*. Pour les raisons évoquées plus haut, *P. senegalus* a donné deux sous-espèces, PM dans le haut bassin du Zaïre et PS dans les zones soudano-sahéliennes, du Sénégal au Nil. Les autres lignées n'ont pas donné de sous-espèces, les formes géographiques que l'on trouve chez PP et PR à l'est et à l'ouest du « Dahomey gap » étant peu différenciées.

Le seul phénomène vraiment important dans l'évolution de ce second groupe est l'apparition d'une lignée caractérisée par un allongement extrême du corps et l'acquisition d'un mode de vie particulier. Les Polyptères, comme la majorité des Poissons, nagent par ondulations du corps et les nageoires jouent le rôle hydrodynamique de stabilisateurs, rôle apparemment très secondaire pour ce qui est des ventrales. Lorsque le corps s'allonge considérablement, ce qui correspond à l'acquisition d'un mode de vie plus ou moins nettement fouisseur, les nageoires ventrales disparaissent car elles deviennent inutiles sinon gênantes. Ces adaptations s'observent par exemple chez les Anguillidés, les Mastacembélidés, les Synbranchidés, les Clariidés, etc. Chez *Calamoichthys calabaricus*, la disparition des nageoires ventrales est donc une conséquence de l'allongement du corps allant de pair avec l'acquisition d'un comportement plus ou moins fouisseur. Il en est de même pour l'espace des pinnules. La disparition du sous-opercule est le stade ultime d'une tendance observée dans toutes les lignées apparentées. Quant au glissement latéral de la glotte, c'est apparemment une apomorphie secondaire. En résumé, *Calamoichthys calabaricus* n'est qu'un *Polypterus* très spécialisé, mais dont l'individualisation serait relativement récente. Son habitat est restreint à une bande côtière de Porto-Novo au Chiloango. Cette répartition, totalement différente de celle des *Polypterus*, pourrait s'expliquer par une colonisation récente des lagunes et des estuaires de proche en proche le long des côtes de l'Ouest-Africain et par l'impossibilité pour cette espèce devenue mauvaise nageuse de remonter les fleuves ou de franchir les rapides. La distribution géographique confirmerait donc le caractère récent de l'apparition de *Calamoichthys calabaricus*.

En conclusion, la méthode utilisée et les cladogrammes auxquels elle conduit nous paraissent des outils très performants pour dresser un schéma cohérent de l'ensemble de l'évolution d'un groupe monophylétique. Dans le cas des Polyptéridés, elle se résumerait à deux dichotomies fondamentales : une ancienne ayant isolé le groupe *bichir-endlicheri* des autres *Polypterus* et une autre, beaucoup plus récente, ayant isolé *Calamoichthys calabaricus*. Nous proposons ce schéma comme hypothèse de travail destinée à être confirmée

ou infirmée par des recherches ultérieures et de nouvelles techniques, sans pour autant chercher à déstabiliser la nomenclature actuellement en usage.

## RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- ARNOULT, J., 1962. — Ponte naturelle suivie d'éclosions chez *Polypterus senegalus*. *C. r. hebd. Séanc. Acad. Sci., Paris*, **254** : 2828-2829.
- BOULENGER, G. A., 1901. — Les Poissons du bassin du Congo. Bruxelles : LXII + 532 p., 25 pl.
- CAMIN, J. H., et R. R. SOKAL, 1965. — A method for deducing branching sequences in phylogeny. *Evolution*, N. Y., **19** : 311-326, 4 fig.
- DAGET, J., 1950. — Révision des affinités phylogénétiques des Polyptéridés. *Mém. Inst. fr. Afr. noire*, **11** : 1-178, 57 fig.
- 1966. — Taxonomie numérique des Citharininae (Poissons, Characiformes). *Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris*, 2<sup>e</sup> sér., **38** (4) : 376-386, 2 fig.
- FRANÇOIS, Y., 1962. — La nageoire dorsale des Actinoptérygiens, in : Problèmes actuels de Paléontologie (Évolution des Vertébrés). *Colloques int. Centr. natn. Rech. scient.*, Paris, 29 mai-3 juin 1961, **104** : 117-121.
- GEOFFROY SAINT-HILAIRE, E., 1802. — Histoire naturelle et description d'un nouveau genre de Poisson du Nil nommé Polyptère. *Annls Mus. Hist. nat., Paris*, **1** : 57-68, pl.
- POLL, M., 1965. — Anatomie et Systématique des Polyptères. *Bull. Acad. r. Belg., Cl. Sci.*, 5<sup>e</sup> sér., **51** : 553-569.
- POLL, M., et C. DESWATTINES, 1967. — Étude systématique des appareils respiratoire et circulatoire des Polypteridae. *Annls Mus. r. Afr. centr. Sér. Sci. Zool.*, **158** : 1-63, 35 fig.
- VARI, R. P., 1979. — Anatomy, relationships and classification of the families Citharinidae and Distichodontidae (Pisces, Characoidca). *Bull. Br. Mus. nat. Hist., Zool.*, **36** (2) : 261-344, 49 fig.